第 37 卷第 12 期
2017 年 6 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37,No.12
Jun.,2017

DOI: 10.5846/stxb201605170946
刘少冲, 陈立新, 段文标,张超, 李少博,李亦菲, 李少然, 梁薇薇.影响不同林型天然红松混交林林隙更新的土壤特征因子.生态学报,2017,37(12):4072-4083.
Liu S C, Chen L X, Duan W B, Zhang C, Li S B, Li Y F, Li S R, Liang W W.Effects of soil characteristics on forest gap regeneration in different types of natural *Pinus koraiensis* mixed forest.Acta Ecologica Sinica,2017,37(12):4072-4083.

影响不同林型天然红松混交林林隙更新的土壤特征因子

刘少冲[1,2], 陈立新[2,*], 段文标[2],张 超[2], 李少博[2],李亦菲[2], 李少然[2], 梁薇薇[2]
1 东北林业大学博物馆, 哈尔滨 150040
2 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘要:采用野外调查、样品采集和统计分析等相结合的方法,对小兴安岭天然红松混交林 3 种不同林型(椴树红松混交林(TP)、枫桦红松混交林(BP)、云冷杉红松混交林(PAP))的林隙及其邻近郁闭林分的土壤特征因子和树木更新的相关性进行了研究,旨在阐明林隙土壤特征因子对树木更新的影响,从而为小兴安岭天然红松混交林植被更新、退化生态系统的恢复和可持续经营提供基础数据和实践参考。结果表明:郁闭林分土壤有机质、全氮质量分数显著高于 3 种不同林型的林隙。有效磷和速效钾含量在 BP 内与其他林型之间差异显著。3 种林型林隙内 pH 值均略高于其郁闭林分,但与其差异均不显著。3 种林型林隙内更新总密度、幼树更新密度与郁闭林分差异显著($P<0.05$),PAP 林隙中更新总密度和幼树更新密度最高。BP 林隙面积与更新密度相关不显著,乔木幼苗、幼树更新密度与有机质($r=-0.400$,$r=-0.475$)、全氮均呈显著负相关($r=-0.519$,$r=-0.603$)。TP 林隙内全氮与乔木幼苗更新密度呈正相关($r=0.092$),而与乔木幼树更新密度呈显著负相关($r=-0.585$)。PAP 林隙内全氮与乔木幼苗、幼树更新密度均呈负相关。郁闭林分幼苗更新密度分别与有机质、全氮、速效钾、pH 值、脲酶和蛋白酶呈负相关。主成分分析表明,全氮是影响林隙和郁闭林分树木更新的关键因素。

关键词:天然红松混交林;林隙;更新;土壤特征

Effects of soil characteristics on forest gap regeneration in different types of natural *Pinus koraiensis* mixed forest

LIU Shaochong[1,2], CHEN Lixin[2,*], DUAN Wenbiao[2], ZHANG Chao[2], LI Shaobo[2], LI Yifei[2], LI Shaoran[2], LIANG Weiwei[2]
1 *Museum, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*
2 *College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*

Abstract: The present study examined the correlation of soil characteristics and tree regeneration in canopy gaps and adjacent closed areas of three forest types, including *Tilia amurensis-Pinus koraiensis* mixed forest (TP), *Betula costata-P. koraiensis* mixed forest (BP), and *Picea koraiensis-Abies fabri-P. koraiensis* mixed forest (PAP), using a combination of field investigation, sample collection, and statistics and analysis. The study aimed to provide basic data that could be used as a practical reference for plant regeneration, restoration of degraded ecosystems, and sustainable management of *P. koraiensis* mixed forests in the Xiaoxing'an Mountains of Northeast China. The results indicated that levels of soil organic matter and total nitrogen were significantly lower under gaps than under the adjacent closed stands, and the levels of

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(DL13BA05);国家自然科学基金(31270666,31670627)
收稿日期:2016-05-17; **修订日期**:2017-01-03
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lxchen88@163.com

available P and K in the BP soil were significantly different from those in the other forest soils. In addition, the pH of the soil under the gaps was slightly higher than under the adjacent closed stands, but the difference was not statistically significant. However, the difference in the total and sapling regeneration densities of the gaps and closed stands was significant ($P<0.05$), and the total and sapling regeneration densities were highest in the PAP. In the BP, there was no significant correlation between gap area and regeneration density, but the regeneration densities (seedling and sapling of tree) were significantly negatively correlated with soil organic matter($r=-0.400$, $r=-0.475$). The regeneration densities of seedling and sapling of tree were significantly negatively correlated with total N($r=-0.519$, $r=-0.603$). In the TP gap, total N was positively correlated with seedling regeneration density ($r=0.092$), but negatively correlated with sapling regeneration density ($r=-0.585$). Meanwhile, in the PAP gap, total N was negatively correlated with both seedling and sapling regeneration densities. In the closed stands, seedling regeneration density was negatively correlated with pH and levels of soil organic matter, total N, available K, urease, and protease, respectively. Principal component analysis indicated that total N was a critically influential factor in determining tree regeneration in both forest gaps and closed stand.

Key Words: natural *Pinus koraiensis* mixed forest; forest gap; regeneration; soil property

林隙是介于林冠和全光环境的一个中间类型,其最直接、最重要的作用是影响林隙内的生态环境,显著改变了资源的可利用程度,为种子雨、种子库、种子萌发、苗木定居及幼树生长等自然更新过程提供更多机会,促进物种间共存,提高其天然更新能力[1]。

近年来,国内外学者对不同地域、不同林型的林隙进行了较多的研究,其中文献[2-6]比较系统地对林隙的更新进行了描述和分析。土壤作为林木生长的基质环境,林分中的土壤类型、土层厚度、养分含量以及空间分布特征等直接影响森林的更新过程[7-9]。相对小尺度上的土壤特征(土壤水分、pH 值、氮素、土壤微生物及酶活性等)在一定程度上影响幼苗幼树的更新[10-13]。目前对林隙土壤的研究仅限于单一林隙与林下土壤物理性质、养分、微生物及酶之间的对比、或者某几项因子时空变化的比较[14-19]。对林隙土壤性质与林隙更新之间关系的研究少见报道[20],因此探讨林隙土壤微生境特征对研究森林种群动态及林隙物种更新具有重要意义。

阔叶红松林是东北东部湿润山地地带性顶极植被类型,是数千年甚至上万年自然历史发展和现代环境条件的综合产物。阔叶红松林群落结构动态及维持机制的研究是阔叶红松林研究的热点问题,对其更新的研究是林分动态研究的重要组成部分[21-22]。林隙干扰是阔叶红松林林分结构维持和发展的重要驱动力,对小兴安岭阔叶红松林已进行过林隙特征、林隙微生境、林隙更新等方面的研究[23-25]。本文以小兴安岭凉水国家级自然保护区天然红松混交林 3 种不同林型(椴树红松混交林、云冷杉红松混交林和枫桦红松混交林)为研究对象,调查其林隙树木更新状况,并探究不同林型内林隙土壤性质与树木更新之间的关联性,是对前述研究内容的补充,以期为该地区天然红松混交林林隙更新及其生态系统的可持续经营提供理论指导。

1　研究地区自然概况与研究方法

1.1　研究地区自然概况

研究地点设在黑龙江省伊春市带岭区凉水国家级自然保护区(47°7′39″—47°14′22″N, 128°48′30″—128°55′50″E)。该地区土壤为暗棕壤,年平均气温-0.3℃,年平均最高气温 7.5℃,年平均最低气温-6.6℃。年平均降水量 676.0 mm,全年降水日数 120—150 d,积雪期 130—150 d,年平均相对湿度 78%—96%,年平均蒸发量 805.4 mm。年日照时数 1850 h。年平均地温 1.2℃,冻土约 2.0 m。河流结冰期长达 6 个月,无霜期 100—120 d。地带性植被是以红松(*Pinus koraiensis*)为主的针阔混交林,属温带针阔叶混交林地带北部亚地带植被。

1.2 样地选取及样方设置

在凉水国家级自然保护区内,根据保护区内植被调查资料及实际踏查情况,筛选出椴树红松混交林(*Tilia amurensis-P. koraiensis* mixed forest,TP),枫桦红松混交林(*Betula costata-P. koraiensis* mixed forest,BP),云冷杉红松混交林(*Picea sp.-Abies nephrolepis-P. koraiensis* mixed forest,PAP) 3 种林型的林隙(表 1)。

本文采用等角多边形计算公式[26]计算冠空隙(Canopy Gap,简称 CG)和扩展林隙(Expanded Gap,简称 EG)的面积。根据林隙面积大小和形状,在每个林隙内设置 2 m×2 m 的样方 5—9 个(图 1)。在距林隙边缘 10 m 的郁闭林分(Closed stand,CS)内相应设置 1 个 20 m×30 m 的对照样地,将其分成 4 个 5 m×5 m 小样方。在每个样方内,调查 DBH<1 cm 幼苗和 1 cm≤DBH<5 cm 幼树的树种名称、数量、地径、胸径(DBH)、树高(H)[27-28]。地径是使用游标卡尺量测距离地面 1 cm 高度处的树木直径得到的。更新密度为样方内树种数量与样方面积的比值,每一个林隙及郁闭林分的更新密度为样地内样方更新密度的平均值。TP 共调查 29 个林隙,BP 共调查 28 个林隙,PAP 共调查 18 个林隙。选择 24 个郁闭林分为对照样地(同一林型林隙间相距较近时,共用一个对照样地)。

表 1 样地概况

Table 1 General situation of different sample plots

项目 Item		椴树红松混交林(TP)	枫桦红松混交林(BP)	云冷杉红松混交林(PAP)
分布范围 Distribution range		山地中、上腹	山地中、下腹	谷地
土壤 Soil		典型暗棕壤	潜育暗棕壤	潜育暗棕壤
扩展林隙面积/ m²	最大值	1059.75	1127.82	987.22
Expanded gap size	最小值	98.65	89.77	184.93
	平均值	390.02	365.40	481.68
冠空隙面积/ m²	最大值	438.03	376.18	388.88
Canopy gap size	最小值	42.12	20.71	96.43
	平均值	158.87	161.17	236.46
主要伴生树种 Main associated tree species		紫椴 *Tilia amurensis* Rupr.、红皮云杉 *Picea koraiensis* Nakai.、臭冷杉 *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.、枫桦 *Betula costata* Trautv.、裂叶榆 *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr.、五角槭 *Acer mono* Maxim.	枫桦 *Betula costata* Trautv.、红皮云杉 *Picea koraiensis* Nakai.、臭冷杉 *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.、紫椴 *Tilia amurensis* Rupr.、裂叶榆 *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr.、水曲柳 *Fraxinus mandschurica* Rupr.、大青杨 *Populus ussuriensis* Kom.、五角槭 *Acer mono* Maxim.、青楷槭 *Acer tegmentosum* Maxim.、花楷槭 *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.	红皮云杉 *Picea koraiensis* Nakai.、臭冷杉 *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.、青楷槭 *Acer tegmentosum* Maxim.、花楷槭 *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. 稠李 *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.、
灌木 Shrub		金银忍冬 *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim.、东北山梅花 *Philadelphus schrenkii* Rupr.、东北溲疏 *Deutzia parviflora* var. amurensis、刺五加 *Acanthopanax senticosus* (Rupr. Maxim.) Harms、毛榛子 *Corylus mandshurica* Maxim.	毛榛子 *Corylus mandshurica* Maxim.、东北山梅花 *Philadelphus schrenkii* Rupr.、东北溲疏 *Deutzia parviflora* var. amurensis、刺五加 *Acanthopanax senticosus* (Rupr. Maxim.) Harms.	刺醋李 *Ribes burejense* Fr.、珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.

TP: *Tilia amurensis-P. koraiensis* mixed forest; BP: *Betula costata-P. koraiensis* mixed forest; PAP: *Picea koraiensis-Abies fabri-P. koraiensis* mixed forest

1.3 测定方法

采集每种林型每一个林隙中心、近中心和林隙边缘共 9 个点表层(0—10 cm)土壤样品,同时采集对应郁闭林分的土壤样品,用于对比研究。土壤鲜样一部分装入已编号的无菌封口塑料袋中密封,放入冰箱中暂时保存,用于测定微生物总量,另一部分放在室内自然风干后过筛备用。测定的土壤指标有:pH 值、有机质、全

氮、有效磷、速效钾、蔗糖酶、脲酶和蛋白酶。分别采用电位法、重铬酸钾法、半微量凯氏法、醋酸铵-火焰光度法和氯化铵-盐酸浸提法测定土壤 pH 值(水浸)、有机质、全氮、有效磷和速效钾。每个处理均重复 3 次。

土壤微生物数量用平板表面涂抹法计数[29-31]。土壤蔗糖酶、脲酶和蛋白酶分别采用 3,5-二硝基水杨酸比色法、靛酚蓝比色法、磷酸苯二钠比色法测定[32]。

1.4　数据处理

采用 SPSS 18.0 与 Excel 2010 软件对试验数据进行整理和统计。采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)分析不同林型林隙之间、林隙与郁闭林分(对照)之间土壤特征因子、树木更新密度的差异,使用 Pearson 相关分析法分析不同林型林隙内以及郁闭林分中乔木幼苗、幼树更新密度分别与林隙面积、土壤特征因子的相关性。采用主成分分析法确定影响林隙和郁闭林分树木更新的关键因素。

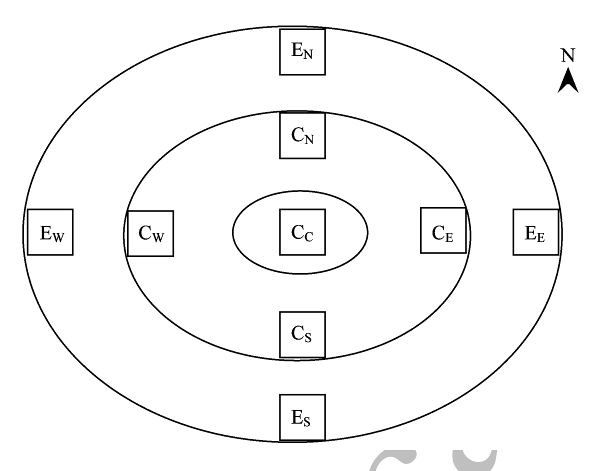


图 1　林隙内样方设置示意图

Fig.1　Schematic diagram of the locations of nine quadrates in forest gap

C_C:林隙中心 Gap center; C_N: 林隙近中心北部区域 Center to northern of near gap center; C_S: 林隙近中心南部区域 Center to southern of near gap center; C_E: 林隙近中心东部区域 Center to eastern of near gap center; C_W: 林隙近中心西部区域 Center to western of near gap center; E_N: 林隙边缘北部区域 Northern edge of gap border; E_S:林隙边缘南部区域 Southern edge of gap border; E_E: 林隙边缘东部区域 Eastern edge of gap border; E_W:林隙边缘西部区域 Western edge of gap border

2　结果与分析

2.1　不同林型林隙与郁闭林分土壤性质比较

土壤养分是土壤肥力的重要物质基础,尤其速效养分是直接供给林木生长发育的主要营养成分[16,33-36]。林隙的形成和随后的演变导致森林环境发生明显的变化,也促使林隙的土壤性质发生不同程度的改变。由表 2 可以看出,3 种林型林隙的土壤有机质、全氮均低于郁闭林分,且分别与郁闭林分差异显著($P<0.05$),但 3 种林型林隙之间差异均不显著。3 种林型林隙内土壤有效磷均低于郁闭林分,枫桦红松混交林(*Betula costata*-*P. koraiensis* mixed forest,BP)、云冷杉红松混交林(*Picea* sp.-*Abies nephrolepis*-*P. koraiensis* mixed forest,PAP)林隙与郁闭林分(Closed stand,CS)差异不显著($P>0.05$)。枫桦红松混交林(BP)均与椴树红松混交林(*Tilia amurensis*-*P. koraiensis* mixed forest,TP)、云冷杉红松混交林(PAP)林隙以及郁闭林分(CS)的土壤有效 P 差异显著($P<0.05$)。不同林型林隙内速效 K 均低于郁闭林分(CS),且椴树红松混交林(TP)林隙、云冷杉红松混交林(PAP)林隙均与郁闭林分差异不显著($P>0.05$),但枫桦红松混交林(BP)均与其余两种林型、郁闭林分差异显著($P<0.05$)。3 种林型林隙内 pH 值均略高于其郁闭林分,但与其差异均不显著。云冷杉红松林(PAP)林隙的土壤微生物量最小,椴树红松林林隙(TP)的最大,可能与林隙内灌木层和草本层盖度、有机物的供应、植物的生长状况及温湿度等环境因素有关。3 种林型林隙土壤蔗糖酶、脲酶和蛋白酶与郁闭林分差异均不显著。

2.2　不同林型林隙内及郁闭林分乔木更新

由表 3 看出,无论那种林型的林隙,描述更新密度的 3 个指标林隙内均高于郁闭林分(表 3)。此结果表明,与郁闭林分相比较,各林型林隙均有利于树木的更新。3 种林型中,云冷杉红松混交林(PAP)林隙乔木幼树更新密度(0.41 株/m^2)、幼苗更新密度(0.28 株/m^2)、更新总密度(0.62 株/m^2)均最大。不同林型林隙与郁闭林分之间幼树更新密度、更新总密度的差异均显著,但不同林型林隙之间差异均不显著。PAP 林隙和 TP 林隙幼苗更新密度与 BP 林隙幼苗更新密度差异显著。

调查发现,在椴树红松混交林(TP)林隙内乔木更新树种主要有 8 种,其中青楷槭和五角槭占有绝对优势,更新株数分别占更新总数的 25.00%和 35.87%,其次为紫椴、枫桦和红松,他们共同构成了更新幼苗幼树

的主体。在枫桦红松混交林(BP)林隙内,乔木更新树种主要有 9 种,青楷槭更新幼苗幼树占有绝对优势,占更新总数的 60.89%,稠李、五角槭和花楷槭也占有较大的比例,分别为 11.22%、10.89%和 6.73%。云冷杉红松混交林(PAP)林隙内乔木主要更新树种有 9 种,青楷槭、五角槭和花楷槭共同构成了更新幼苗幼树的主体,分别占更新总数的 47.26%、20.70%和 12.89%。在郁闭林分,乔木更新树种也有 9 种,更新数量前五位的依次为青楷槭、红松、冷杉、花楷槭和稠李(表 4)。整体来看,在 3 种林型的林隙内,红松更新苗数量均较少,反映出其天然更新不良。

表 2 不同林型林隙与郁闭林分土壤性质

Table 2 Soil properties in forest gaps of different types and closed stand

项目 Item	椴树红松混交林林隙 Forest gaps of TP	枫桦红松混交林林隙 Forest gaps of BP	云冷杉红松林林隙 Forest gaps of PAP	郁闭林分 Closed stand
有机质 Organic matter/(g/kg)	261.38±20.86b	265.46±22.27b	189.72±26.22b	370.98±26.66a
全 N Total N/(g/kg)	7.76±0.54b	7.13±0.62b	6.97±0.80b	10.54±0.44a
有效 P Available P/(mg/kg)	44.59±3.14a	27.99±1.66b	47.88±2.99a	49.98±3.88a
速效 K Available K/(mg/kg)	295.15±7.35a	281.77±5.10b	292.91±9.70a	310.81±4.75a
pH	5.81±0.04a	5.77±0.08a	5.93±0.13a	5.68±0.07a
微生物量/(10^6CFU/g 干土) Microbial biomass	319.45±30.72a	315.12±22.79a	269.46±31.11b	308.99±34.58a
蔗糖酶 Invertase/(mg/g)	0.86±0.03a	0.82±0.04a	0.86±0.05a	0.85±0.03a
脲酶 Urease/(mg/g)	0.38±0.03a	0.30±0.02a	0.35±0.03a	0.36±0.02a
蛋白酶 Proteinase/(mg/g)	0.11±0.01a	0.09±0.01a	0.08±0.01a	0.09±0.01a

均值±标准差(Mean±SD);同行不同小写字母表示各林型林隙之间、林隙与郁闭林分之间均值差异显著($P<0.05$)

表 3 不同林型林隙和郁闭林分树木更新密度

Table 3 The regeneration density in forest gap of different forest types and closed stand

更新密度/(株/m^2) Regeneration density	椴树红松混交林林隙 Forest gaps of TP	枫桦红松混交林林隙 Forest gaps of BP	云冷杉红松林林隙 Forest gaps of PAP	郁闭林分 Closed stand
更新总密度 Total regeneration density	0.37±0.27a	0.39±0.37a	0.62±0.50a	0.09±0.06b
幼苗更新密度 Seedling regeneration density	0.17±0.18ab	0.13±0.15b	0.28±0.24a	0.03±0.07b
幼树更新密度 Sapling regeneration density	0.26±0.27a	0.29±0.26a	0.41±0.40a	0.04±0.65b

表 4 主要更新树种的数量特征

Table 4 Quantitative characteristics of main regeneration tree species

树种 Tree species	椴树红松混交林(TP)			枫桦红松混交林(BP)			云冷杉红松混交林(PAP)			郁闭林分(CS)		
	株数	平均地径/cm	平均高/m	株数	平均地径/cm	平均高/m	株数	平均地径/cm	平均高/m	株数	平均地径/cm	平均高/m
花楷槭 *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.	9	2.27	1.54	21	1.78	1.97	33	1.83	1.56	31	1.11	1.46
青楷槭 *Acer tegmentosum* Maxim.	46	1.6	1.73	190	1.40	1.86	121	1.37	1.57	133	1.04	1.41
五角槭 *Acer mono* Maxim.	66	1.19	1.22	34	1.69	1.53	53	1.15	1.13	41	1.28	1.73
红松 *Pinus koraiensis*	14	0.64	0.56	4	0.64	0.72	8	1.41	0.95	52	1.94	1.54
紫椴 *Tilia amurensis* Rupr.	21	1.16	0.82	2	0.62	2.36	4	1.20	1.07	25	0.86	0.7
冷杉 *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.	4	2.31	1.47	5	2.38	1.45	8	1.57	0.94	43	2.45	2.22
枫桦 *Betula costata* Trautv.	15	1.39	1.76	13	0.82	0.81	—	—	—	4	0.59	0.76
春榆 *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr.	9	2.01	1.91	8	2.25	1.49	5	3.72	3.46	8	1.44	1.47
稠李 *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.	—	—	—	35	1.25	1.09	13	0.92	0.98	28	1.10	0.95
水曲柳 *Fraxinus mandschurica* Rupr.	—	—	—	—	—	—	11	0.99	0.91	—	—	—

2.3 不同林型林隙乔木更新与林隙面积及其土壤特征因子的相关性

2.3.1 枫桦红松混交林(BP)林隙

Pearson 相关分析表明(表 5),乔木幼苗、幼树更新密度与扩展林隙、冠空隙面积相关关系不显著;而乔木幼苗与扩展林隙面积存在负相关($r=-0.167$)。乔木幼苗、幼树更新密度与有机质含量呈显著的负相关($r=-0.400$,$r=-0.475$)。乔木幼苗、幼树更新密度均与全 N 呈极显著的负相关($r=-0.519$,$r=-0.603$)。树种的更新密度均与有效磷呈正相关。乔木幼苗、幼树分别与速效 K 呈负相关和正相关。土壤蔗糖酶、脲酶、蛋白酶活性与乔木幼苗、幼树的更新密度均为正相关。

BP 林隙总更新密度与林隙土壤特征因子的主成分分析表明,5 个主成分的累计贡献率为 82.507%(表 6)。在此林隙内,对第一主成分影响较大的有全氮、蔗糖酶、蛋白酶和有机质,第一主成分可以看成是这些指标的综合因子,第一主成分中全氮的特征向量最大,说明全氮在林隙乔木更新中起到了重要的作用。第二主成分中微生物量、有效磷、全氮、蔗糖酶的特征向量较大,其中微生物量特征向量最大,说明微生物量是树木更

表 5　林隙面积、土壤特征因子与更新密度皮尔逊相关系数

Table 5　Pearson correlation coefficient between gap area and characteristic soil factors and regeneration density

项目 Item	枫桦红松混交林乔木更新密度 Arbor regeneration density f in BP		椴树红松混交林乔木更新密度 Arbor regeneration density in TP		云冷杉红松混交林乔木更新密度 Arbor regeneration density in PAP		郁闭林分乔木更新密度 Arbor regeneration density in CS	
	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling
扩展林隙面积 EG area	-0.167	0.006	-0.206	-0.349	0.128	0.273	—	—
冠空隙 CG area	0.094	0.304	-0.171	-0.193	-0.033	0.050	—	—
有机质 Organic matter	-0.400*	-0.475*	-0.014	-0.261	-0.310	0.014	-0.118	0.309
全 N Total N	-0.519**	-0.603**	0.092	-0.585**	-0.331	-0.095	-0.180	0.218
微生物量 Microbial biomass	-0.323	-0.196	0.163	0.178	-0.270	0.023	0.080	0.199
有效 P Available P	0.100	0.202	-0.160	-0.265	0.265	-0.058	-0.046	-0.062
速效 K Available K	-0.105	0.310	-0.047	0.058	0.128	0.350	0.055	0.194
pH	-0.016	-0.304	-0.244	-0.207	-0.301	0.057	-0.383	0.344
蔗糖酶 Invertase	0.315	0.476	0.449*	0.057	-0.389	-0.242	-0.178	-0.186
脲酶 Urease	0.163	0.535	0.117	0.199	-0.542	-0.428	-0.072	0.122
蛋白酶 Proteinase	0.149	0.551	0.112	0.049	0.749	0.815*	0.108	0.102

EG: Expanded Gap CG: Canopy Gap; * 和 * * 分别表示在 0.05、0.01 水平(双侧)上显著相关

表 6　枫桦红松混交林(BP)林隙更新总密度主成分特征向量

Table 6　Principal component eigenvector of total arbor regeneration density of forest gap in BP

变量 Variables	主成分 Principal component				
	P1	P2	P3	P4	P5
扩展林隙面积 EG area	0.530	-0.060	0.795	-0.050	-0.075
冠空隙面积 CG area	0.344	-0.067	0.863	0.219	-0.102
有机质 Organic matter	0.663	0.452	-0.230	0.202	0.113
全 N Total N	0.707	0.509	-0.243	-0.078	-0.008
微生物量 Microbial biomass	-0.216	0.698	-0.003	0.356	0.390
有效 P Available P	-0.174	-0.724	0.038	-0.178	0.227
速效 K Available K	-0.561	0.104	0.316	0.598	0.019
pH	0.163	0.432	0.380	-0.542	0.498
蔗糖酶 Invertase	0.706	-0.545	-0.183	0.012	0.168
脲酶 Urease	0.254	-0.498	-0.089	0.398	0.665
蛋白酶 Proteinase	0.685	-0.118	-0.176	0.338	-0.333

P1—P5 表示主成分特征向量

新的重要指标。第三主成分中冠空隙面积的特征向量最大,说明冠空隙面积对树木更新的影响较大。第四、五主成分中特征向量最大依次为速效钾和脲酶。综上所述,影响 BP 林隙乔木更新总密度最重要的因子为全氮、微生物量、冠空隙面积、速效 K 和脲酶(表 6)。

选择 5 个主成分对幼苗、幼树更新密度与林隙土壤特征因子进行分析,累计贡献率分别为 87.017%和 80.117%。从表 7 可以看出,对幼苗更新密度第一主成分影响较大的为:有机质、全氮、蛋白酶和蔗糖酶,全氮的特征向量最大。第二、第三、第四、第五主成分中特征向量最大的分别为微生物量、冠空隙面积、速效钾、脲酶。综上,影响幼苗更新密度最重要的因子为全氮、微生物量、冠空隙面积、速效钾和脲酶。对幼树更新密度第一主成分影响较大的为:全氮、有机质、蛋白酶、蔗糖酶和速效钾,全氮的特征向量最大。第二、第三、第四、第五主成分中特征向量最大的依次为微生物量、冠空隙面积、pH 值和脲酶,因此,影响幼树更新密度最主要的因子为全氮、微生物量、冠空隙面积、pH 值和脲酶。

表 7 枫桦红松混交林(BP)林隙乔木幼苗、幼树更新密度主成分特征向量

Table 7 Principal component eigenvector of seedling and sapling regeneration density of arbor in BP

变量 Variables	乔木幼苗、幼树更新密度主成分 Principal component of seedling and sapling regeneration density of arbor									
	P1		P2		P3		P4		P5	
	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling
扩展林隙面积 EG area	0.476	0.370	0.239	0.345	0.786	0.803	−0.012	−0.095	−0.151	−0.043
冠空隙面积 CG area	0.259	0.139	0.251	0.334	0.862	0.878	0.218	0.183	−0.061	−0.027
有机质 Organic matter	0.783	0.768	−0.251	−0.240	−0.182	−0.040	0.189	0.255	0.117	0.104
全 N Total N	0.852	0.851	−0.309	−0.297	−0.191	−0.052	−0.080	0.004	−0.031	−0.069
微生物量 Microbial biomass	0.006	−0.005	−0.720	−0.722	0.058	0.125	0.309	0.292	0.457	0.440
有效 P Available P	−0.347	−0.321	0.562	0.588	−0.044	−0.178	−0.106	−0.310	0.023	0.251
速效 K Available K	−0.481	−0.555	−0.304	−0.212	0.297	0.279	0.635	0.504	−0.050	0.198
pH	0.242	0.266	−0.275	−0.324	0.435	0.434	−0.578	−0.613	0.507	0.356
蔗糖酶 Invertase	0.537	0.549	0.682	0.694	−0.226	−0.224	0.046	0.009	0.084	0.154
脲酶 Urease	0.076	0.114	0.572	0.528	−0.120	−0.166	0.378	0.261	0.675	0.723
蛋白酶 Proteinase	0.600	0.611	0.344	0.313	−0.176	−0.103	0.301	0.425	−0.197	−0.276

2.3.2 椴树红松混交林(TP)林隙

Pearson 相关分析表明(表 5),乔木幼苗更新密度与全 N、微生物量、蔗糖酶、脲酶、蛋白酶均呈正相关,其中与蔗糖酶为显著正相关,与其他指标均为不显著负相关。乔木幼树与微生物量、速效 K、蔗糖酶、脲酶和蛋白酶均呈正相关关系,与其他指标为负相关,其中与全氮为极显著负相关($r=-0.585$)。

椴树红松混交林(TP)林隙总更新密度与林隙土壤特征因子的主成分分析表明,4 个主成分的累计贡献率为 71.700%(表 8)。在此林隙中,对第一主成分影响较大的有扩展林隙面积、有机质、全氮和冠空隙面积,其中扩展林隙面积的特征向量最大,说明其在林隙乔木更新中起到了重要的作用。第二、第三、第四主成分中特征向量最大的分别为有效 P、速效 K、微生物量。综上,影响椴树红松混交林(TP)林隙乔木更新总密度最重要的因子为扩展林隙面积、有效 P、速效 K 和微生物量(表 8)。

选择 5 个主成分对幼苗、幼树更新密度与林隙土壤特征因子进行分析,累计贡献率分别为 77.003%和 78.998%。从表 9 可以看出,对幼苗更新密度第一主成分影响较大的有扩展林隙面积、有机质、全氮、冠空隙面积、pH 和蛋白酶,其中扩展林隙面积的特征向量最大。第二、第三、第四、第五主成分中特征向量最大的分别为有效 P、速效 K、全氮、蛋白酶。综上所述,影响幼苗更新密度最重要的因子为扩展林隙面积、有效 P、速效 K、全氮和蛋白酶。对幼树更新密度第一主成分影响较大的有全氮、有机质、扩展林隙面积和 pH 值,其中全氮的特征向量最大。第二、第三、第四、第五主成分特征向量最大的依次为有效 P、速效 K、蛋白酶和蔗糖酶,因此,影响幼树更新密度最主要的因子为全氮、有效 P、速效 K、蛋白酶和蔗糖酶。

表 8　椴树红松混交林(TP)林隙更新总密度主成分特征向量

Table 8　Principal component eigenvector of total arbor regeneration density of forest gap in TP

变量 Variables	主成分 Principal component			
	P1	P2	P3	P4
扩展林隙面积 EG area	0.798	0.311	−0.429	0.090
冠空隙面积 CG area	0.590	0.460	−0.626	0.055
有机质 Organic matter	0.696	−0.348	0.276	0.075
全 N Total N	0.684	0.003	0.287	0.282
微生物量 Microbial biomass	−0.149	0.530	0.221	0.643
有效 P Available P	0.108	−0.764	0.063	−0.204
速效 K Available K	−0.023	0.593	0.730	−0.106
pH	0.475	−0.368	0.403	0.327
蔗糖酶 Invertase	−0.449	−0.108	−0.475	0.469
脲酶 Urease	−0.173	0.548	0.211	0.019
蛋白酶 Proteinase	−0.261	−0.447	0.009	0.674

表 9　椴树红松混交林乔木幼苗、幼树更新密度主成分特征向量

Table 9　Principal component eigenvector of seedling and sapling regeneration density of arbor in TP

变量 Variables	乔木幼苗、幼树更新密度主成分 Principal component of seedling and sapling regeneration density of arbor									
	P1		P2		P3		P4		P5	
	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling
扩展林隙面积 EG area	0.756	0.677	0.367	0.469	−0.462	−0.488	0.093	0.089	0.105	0.176
冠空隙面积 CG area	0.548	0.432	0.498	0.575	−0.640	−0.660	−0.020	0.051	0.135	−0.134
有机质 Organic matter	0.665	0.697	−0.291	−0.198	0.213	0.181	0.337	0.055	−0.331	0.060
全 N Total N	0.605	0.732	0.067	0.134	0.200	0.241	0.522	0.277	−0.239	0.096
微生物量 Microbial biomass	−0.225	−0.239	0.529	0.491	0.168	0.242	0.510	0.635	0.343	−0.062
有效 P Available P	0.185	0.273	−0.763	−0.735	0.081	0.037	−0.149	−0.181	0.031	0.163
速效 K Available K	−0.034	−0.053	0.591	0.566	0.737	0.752	−0.029	−0.105	−0.049	0.216
pH	0.502	0.503	−0.329	−0.261	0.364	0.325	0.309	0.325	0.380	0.033
蔗糖酶 Invertase	−0.531	−0.473	−0.133	−0.191	−0.522	−0.444	0.415	0.472	−0.033	0.237
脲酶 Urease	−0.218	−0.274	0.531	0.496	0.209	0.236	0.039	0.053	0.109	0.092
蛋白酶 Proteinase	−0.264	−0.107	−0.428	−0.467	−0.046	0.029	0.508	0.710	0.532	−0.206

2.3.3　云冷杉红松混交林(PAP)林隙

Pearson 相关分析表明(表 5),乔木幼苗更新密度与扩展林隙面积、有效 P、速效钾和蛋白酶均为不显著正相关,与其他指标均为不显著负相关。乔木幼树与全 N、有效 P、蔗糖酶和脲酶均为不显著负相关,与其他指标均为正相关,其中与蛋白酶为显著正相关($r=0.815$)。

选择 5 个主成分进行分析,累计贡献率为 90.924%。云冷杉红松混交林(PAP)林隙更新总密度与土壤因子的主成分分析表明(表 10):在此林隙中,对第一主成分影响较大的为:全氮、有机质、微生物量和蛋白酶,其中全氮的特征向量最大,说明全氮在林隙乔木更新中起着重要的作用。在第二、第三、第四、第五主成分中,特征向量最大的分别为冠空隙面积、速效 K、pH 值和有效 P。综上,影响 PAP 林隙乔木更新最重要的因子为全氮、冠空隙面积、速效 K、pH 值和有效 P。

选择 5 个主成分对幼苗、幼树更新密度与林隙土壤特征因子进行分析,累计贡献率分别为 86.697% 和 88.198%。综合分析得出,影响幼苗更新密度最重要的因子为全氮、冠空隙面积、脲酶、pH 值和有效 P。影响幼树更新密度最主要的因子为全氮、冠空隙面积、脲酶、pH 值和有效 P(表 11)。

表 10 云冷杉红松混交林林隙更新总密度主成分特征向量

Table 10 Principal component eigenvector of total arbor regeneration density of forest gap in PAP

变量 Variables	主成分 Principal component				
	P1	P2	P3	P4	P5
扩展林隙面积 EG area	0.261	0.854	−0.254	0.051	0.337
冠空隙面积 CG area	0.183	0.906	−0.147	0.064	0.321
有机质 Organic matter	0.854	−0.308	−0.162	0.018	−0.071
全 N Total N	0.905	−0.142	−0.145	−0.154	−0.050
微生物量 Microbial biomass	0.719	−0.450	−0.260	0.233	0.245
有效 P Available P	−0.320	−0.416	0.044	−0.236	0.755
速效 K Available K	−0.148	−0.330	−0.815	0.365	−0.054
pH	−0.001	0.203	0.327	0.763	−0.419
蔗糖酶 Invertase	0.303	0.014	0.441	0.690	0.435
脲酶 Urease	0.115	−0.332	0.811	0.006	0.158
蛋白酶 Proteinase	0.588	0.303	0.368	−0.509	−0.227

表 11 云冷杉红松混交林林隙乔木幼苗、幼树更新密度主成分特征向量

Table 11 Principal component eigenvector of seedling and sapling regeneration density of arbor in PAP

变量 Variables	主成分 Principal component									
	P1		P2		P3		P4		P5	
	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	幼苗 Seedling	幼树 Sapling
扩展林隙面积 EG area	0.262	0.310	−0.814	−0.651	0.333	0.579	−0.018	0.036	0.376	0.338
冠空隙面积 CG area	0.217	0.268	−0.878	−0.759	0.212	0.485	0.002	0.053	0.348	0.313
有机质 Organic matter	0.788	0.751	0.388	0.511	0.239	0.166	−0.025	0.016	0.012	−0.055
全 N Total N	0.844	0.832	0.229	0.353	0.243	0.210	−0.202	−0.156	0.009	−0.042
微生物量 Microbial biomass	0.642	0.597	0.519	0.632	0.314	0.143	0.179	0.216	0.298	0.276
有效 P Available P	−0.390	−0.311	0.394	0.250	−0.049	−0.346	−0.285	−0.259	0.624	0.703
速效 K Available K	−0.215	−0.337	0.330	0.556	0.754	0.537	0.444	0.326	−0.074	0.173
pH	0.129	0.038	−0.226	−0.237	−0.384	−0.093	0.781	0.794	−0.272	−0.472
蔗糖酶 Invertase	0.349	0.410	0.001	−0.145	−0.420	−0.379	0.573	0.694	0.572	0.357
脲酶 Urease	0.114	0.261	0.327	0.001	−0.789	−0.870	−0.098	0.033	0.254	0.009
蛋白酶 Proteinase	0.651	0.663	−0.259	−0.277	−0.290	−0.073	−0.527	−0.480	−0.249	−0.353

2.3.4 郁闭林分

Pearson 相关分析表明(表 5):乔木幼苗与微生物量、速效钾和蛋白酶均为不显著正相关,与其他因子均为不显著负相关。乔木幼树与有效磷、蔗糖酶均为不显著负相关,与其他指标为不显著正相关。

选择 4 个主成分进行分析,累计贡献率为 78.738%。郁闭林分乔木更新总密度与土壤因子主成分分析表明(表 12),第一主成分影响较大的为:全氮、有机质、脲酶、蔗糖酶和蛋白酶,其中全氮的特征向量最大;在第二、第三、第四主成分中,特征向量最大的分别为 pH 值、有效 P、速效 K。综上,影响郁闭林分乔木更新总密度最重要的因子为全氮、pH 值、有效 P 和速效 K。

选择 4 个主成分分析幼苗、幼树更新密度与土壤因子关系,累计贡献率分别为 75.803% 和 75.392%。综合分析得出(表 12),影响幼苗更新密度主要因子有全 N、pH 值、速效 K 和有效 P。影响幼树更新密度主要因子为有机质、pH 值、微生物量和有效 P。

3 结论与讨论

林隙土壤有机质、全 N 的质量分数低于郁闭林分土壤,这是因为林隙土壤的土温、湿度、光照较之郁闭林

分,更有利于土壤中微生物的活动和各种生化反应的进行,促进有机质和全氮的分解转化,加速了生态系统中氮素的循环过程。有效磷林隙低于郁闭林分,与其他地区研究结果一致[16]。产生这种状况是由于磷化合物不易呈速效态供植物吸收利用,而有机质具有络合 Fe^{3+} 和 Al^{3+} 等金属离子、增加磷的溶解度、提高磷素有效性的作用。但是林隙有利于有机质的分解使其含量减少,增加了速效磷被固定的机会,所以林隙土壤的有效磷含量反而降低了。林隙内速效 K 的质量分数都较郁闭林分低,说明林下郁闭环境对速效 K 具有正效应,而林隙对其具有负效应,与其他研究结果不尽一致[16]。

表 12　郁闭林分乔木更新总密度、幼苗、幼树更新密度主成分特征向量

Table 12　Principal component eigenvector of total arbor regeneration density, seedling and sapling regeneration density in closed stand

变量 Variables	主成分 Principal component											
	P1			P2			P3			P4		
	总体 Total	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	总体 Total	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	总体 Total	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	总体 Total	幼苗 Seedling	幼树 Sapling
有机质 Organic matter	0.738	0.697	0.851	0.278	0.306	0.184	−0.127	0.198	−0.180	−0.042	0.191	−0.169
全 N Total N	0.852	0.832	−0.014	0.029	0.058	−0.020	0.403	0.337	−0.081	0.130	−0.278	0.409
微生物量 Microbial biomass	−0.030	−0.046	0.552	−0.641	−0.620	−0.324	0.086	0.333	0.820	0.620	0.161	0.327
有效 P Available P	0.570	0.564	0.006	−0.049	−0.032	−0.193	0.711	0.213	−0.394	−0.286	−0.742	0.603
速效 K Available K	−0.022	−0.098	0.337	0.541	0.590	0.582	0.242	0.619	0.060	0.706	0.157	0.353
pH	0.299	0.339	0.640	0.668	0.639	0.678	−0.429	−0.390	−0.025	0.054	0.321	−0.411
蔗糖酶 Invertase	0.674	0.676	0.766	−0.518	−0.512	−0.573	−0.296	0.011	0.130	−0.037	0.281	−0.294
脲酶 Urease	0.745	0.764	0.715	0.216	0.211	0.232	−0.034	−0.087	0.021	0.013	−0.007	−0.015
蛋白酶 Proteinase	0.724	0.707	−0.206	−0.305	−0.291	−0.280	−0.405	0.087	0.278	0.161	0.468	−0.341

林隙土壤的 pH 值都略高于林下,林下与林隙内土壤 pH 值差异显著($P<0.05$),林隙内有利于土壤酸度的降低,增强微生物的活性,为有机质的形成和转化以及 N、P、K 和各种微量元素的有效化提供了适宜的条件。比较土壤微生物数量,云冷杉红松林最少,椴树红松林最多,可能与林隙内灌木层和草本层盖度、有机物的供应、植物的生长状况及温湿度等环境因素有关。

土壤酶主要源于土壤微生物代谢过程,以及土壤动物、植物根系分泌及残体的分解[37],其活性与土壤水分、土壤温度、土壤团聚体和土壤微生物等关系密切。土壤酶活性是土壤生物和非生物环境变化的"感应器"[38]。土壤脲酶是有机氮向有效态氮转化的重要水解性生物酶,可将土壤中的有机氮水解为氨态氮,使植物所需的养分转化为有效态,对提高氮素的利用率和促进土壤氮素循环具有重要意义[39]。

本研究是将林隙中心和林缘土壤酶混合起来进行测定的,3 种林型林隙与郁闭林分中的土壤酶活性差异不显著。对亚高山林隙不同时期土壤酶活性测定的研究结果表明,生长季和冻融季节不同部位酶含量会有差异[17]。因此,应对本地区红松林林隙土壤酶进行动态的研究,才能了解微生境的变化导致的土壤酶的时空异质性。

3 种林型林隙与郁闭林分土壤性质的差异,是由于林隙的形成,光照、水热条件等发生变化,不同林型凋落物种类和数量不同,更新树种种类、密度不同导致植物根系的分布、土壤结构的差异以及土壤动物和微生物的活动状况综合作用的结果[15]。林隙对树木的更新会产生重要的影响,林隙内的更新密度会比郁闭林分高,已经得到不少研究证实[3,20,40]。乔木幼苗(0.28 株/m^2)、幼树(0.43 株/m^2)的更新密度在云冷杉红松林最高。产生这些差异是因为不同的林隙更新树种不一样,对林隙的反映也不一样。关于不同树种在对林隙的反映状况将在后续研究中深入讨论。3 种林型林隙的更新总密度、乔木幼苗、幼树的更新密度均高于郁闭林分,且差异显著,说明本地区林隙已经强烈影响乔木的更新。

枫桦红松林林隙乔木幼苗与扩展林隙负相关,与冠空隙正相关,说明林隙的边缘效应对更新有影响。椴树红松林中乔木幼苗、幼树与冠空隙面积均呈负相关,说明较小林隙有利于椴树红松林林隙的更新。云冷杉红松林林隙乔木幼苗和幼树更新密度与扩展林隙均为正相关,乔木幼树更新密度与冠空隙正相关,而幼苗更

新密度与冠空隙呈负相关关系。林隙的大小影响林隙的环境因子,不同树种对林隙的反映不一样,而且同一树种在不同发育阶段对林隙大小的反应也不一样,不同林型的林隙更新树种也不一样,导致其更新密度有差异,在后续研究中将对不同树种、不同发育阶段对林隙的反应进行深入的探讨。

在枫桦红松林中有机质、全氮与乔木幼苗、幼树更新密度达到显著相关。有效磷与幼苗、幼树更新密度均为正相关关系。土壤微生物量和酶含量与更新密度均为弱相关关系。在椴树红松林中全氮含量与乔木幼树更新密度达到显著负相关;速效钾与乔木幼树更新密度为正相关;微生物量和酶含量与更新密度均呈弱相关关系。在云冷杉红松林中有机质和乔木幼树更新密度为正相关;全氮含量与更新密度均为负相关关系;有效磷与乔木幼苗更新密度为正相关;pH 值与乔木幼树更新密度为正相关。蛋白酶含量与乔木幼树更新密度达到显著正相关。综上所述,3 种林型林隙乔木幼苗、幼树的更新密度对土壤养分的反应不一样,这是因为 3 种林型树种组成和林分结构有差别,而且不同种类植物在不同发育阶段会表现出对营养元素选择和吸收利用能力上的差异。本地区的土壤的酸性环境有利于林隙的更新。

有研究认为,对不同更新指数林分第一主成分影响较大的包含有机质和全氮[41],N 作为生态系统中主要的限制性养分,与更新有着密切的关系,影响着生物量形成、物种组成和群落演替[42-43]。但也有研究认为土壤氮素营养空间与更新格局没有显著相关性或只有弱相关性[44]。

全氮在 3 种林型林隙乔木幼苗、幼树更新中起着重要的作用,与其他地区的研究结果不尽一致[9,45],可能是因为研究地域、研究尺度及植被类型、地下资源格局不同,导致更新对土壤养分的反应不同。林隙内树木更新与土壤特征的相关关系比郁闭林分要复杂,说明林隙微生境具有异质性的特点。在郁闭林分中影响幼苗、幼树更新及更新总密度的共同因子为 pH 值和有效 P。

本研究旨在探讨小兴安岭天然红松林几种林型林隙的更新与土壤养分的关联性,在后续研究中将进一步探讨不同树种对林隙的占据和利用特征,明确影响林分更新最主要的因子。要深入了解森林群落的动态更新、物质共存与多样性维持机制需将林隙的大小、形成木种类、数量,林隙内的光照、温度、湿度等与树木生物学特性结合起来全面分析。

参考文献(References):

[1] 夏冰, 邓飞, 贺善安. 林窗研究进展. 植物资源与环境, 1997, 6(4): 50-57.

[2] Mallik A U, Kreutzweiser D P, Spalvieri C M. Forest regeneration in gaps seven years after partial harvesting in riparian buffers of boreal mixedwood streams. Forest Ecology and Management, 2014, 312: 117-128.

[3] Forrester J A, Lorimer C G, Dyer J H, Gower S T, Mladenoff D J. Response of tree regeneration to experimental gap creation and deer herbivory in north temperate forests. Forest Ecology and Management, 2014, 329: 137-147.

[4] 闫淑君, 洪伟, 吴承祯. 福建万木林中亚热带常绿阔叶林林隙更新研究. 林业科学, 2004, 40(6): 25-31.

[5] 刘庆. 林窗对长苞冷杉自然更新幼苗存活和生长的影响(英文). 植物生态学报, 2004, 28(2): 204-209.

[6] 臧润国, 徐化成, 高文韬. 红松阔叶林主要树种对林隙大小及其发育阶段更新反应规律的研究. 林业科学, 1999, 35(3): 2-9.

[7] 陈永富. 森林天然更新障碍机制研究进展. 世界林业研究, 2012, 25(2): 41-45.

[8] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 卢立华, 何日明, 高妍夏, 迪玮峙. 南亚热带不同植被恢复模式下土壤理化性质. 应用生态学报, 2010, 21(10): 2479-2486.

[9] 苏松锦, 刘金福, 何中声, 洪伟, 张金彪. 格氏栲天然林土壤养分空间异质性. 生态学报, 2012, 32(18): 5673-5682.

[10] 朱教君, 康宏樟, 许美玲. 科尔沁沙地南缘樟子松(*Pinus sylvestris* var. Mongolica)人工林天然更新障碍. 生态学报, 2007, 27(10): 4086-4095.

[11] 王蕙, 赵文智, 常学向. 黑河中游荒漠绿洲过渡带土壤水分与植被空间变异. 生态学报, 2007, 27(5): 1731-1739.

[12] 薛立, 陈红跃, 邝立刚. 湿地松混交林地土壤养分、微生物和酶活性的研究. 应用生态学报, 2003, 14(1): 157-159.

[13] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 李乐. 关帝山云杉天然更新与土壤有效氮素异质性的空间关联性. 应用生态学报, 2010, 21(3): 533-540.

[14] 张春雨, 赵秀海, 郑景明. 长白山阔叶红松林林隙与林下土壤性质对比研究. 林业科学研究, 2006, 19(3): 347-352.

[15] 江国华, 吴泽民. 安徽查湾甜槠林林隙及林下土壤养分对比. 东北林业大学学报, 2012, 40(10): 89-92,130-130.

[16] 陈爱玲, 洪伟. 福建中亚热带常绿阔叶林林隙对土壤肥力的影响研究. 江西农业大学学报, 2006, 28(5): 723-727.

[17] 李志萍, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 苟小林, 熊莉, 殷睿, 黄莉. 川西亚高山森林林窗不同时期土壤转化酶和脲酶活性的特征. 生态学报, 2015, 35(12): 3919-3925.

[18] Scharenbroch B C, Bockheim J G. Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests. Plant and Soil, 2007, 294(1/2): 219-233.

[19] Kooch Y, Hosseini S M, Mohammadi J, Hojjati S M. The effects of gap disturbance on soil chemical and biochemical properties in a Mixed Beech-Hornbeam forest of Iran. Ecologia Balkanica, 2010, 2(1): 39-56.

[20] 任学敏, 杨改河, 秦晓威, 王得祥, 刘振学, 赵双喜, 白宇. 巴山冷杉——牛皮桦混交林乔木更新及土壤化学性质对更新的影响. 林业科学, 2012, 48(1): 1-6.

[21] 于振良, 于贵瑞, 王秋凤, 赵士洞, 延晓冬. 长白山阔叶红松林林隙特征及其对树种更新的影响. 资源科学, 2001, 23(6): 64-69.

[22] 王战. 对于小兴安岭红松林更新和主伐方式的意见. 林业科学, 1957, 3(3): 281-288.

[23] 王丽霞, 段文标, 陈立新, 杜珊, 魏全帅, 赵健慧, 张琛. 红松阔叶混交林林隙大小对土壤水分空间异质性的影响. 应用生态学报, 2013, 24(1): 17-24.

[24] 姜一, 陈立新, 段文标, 步凡, 孙双红, 李帆帆, 徐一凡. 小兴安岭原始红松混交林林隙土壤不同形态氮含量. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3374-3380.

[25] 刘少冲, 段文标, 冯静, 韩生忠. 林隙对小兴安岭阔叶红松林树种更新及物种多样性的影响. 应用生态学报, 2011, 22(6): 1381-1388.

[26] 朱教君, 刘世荣. 森林干扰生态研究. 北京: 中国林业出版社. 2007.

[27] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.

[28] 刘巍, 曹伟. 长白山云冷杉群落主要种群生态位特征. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1766-1774.

[29] 许光辉, 郑洪元. 土壤微生物分析方法手册. 北京: 农业出版社, 1986.

[30] 中国科学院南京土壤研究所微生物室. 土壤微生物研究法. 北京: 科学出版社, 1985.

[31] 姚槐应, 黄昌勇. 土壤微生物生态学及其实验技术. 北京: 科学出版社, 2006.

[32] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.

[33] 张象君, 王庆成, 郝龙飞, 王石磊. 长白落叶松人工林林隙间伐对林下更新及植物多样性的影响. 林业科学, 2011, 47(8): 7-13.

[34] 赵竑绯, 尹维彬, 陶晓, 徐小牛. 安徽阜南杞柳林生长及其土壤特性. 东北林业大学学报, 2011, 39(3): 36-39.

[35] 赵聪, 李勇, 杨红军. 缙云山森林次生演替群落土壤微生物、酶活性和养分的研究. 中国农学通报, 2012, 28(4): 46-50.

[36] 高晟, 王磊, 薛建辉, 吴永波, 戎宇. 贵州喀斯特地区草本植被盖度与土壤养分的相互关系. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2012, 36(1): 79-83.

[37] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展. 林业科学, 2004, 40(2): 152-159.

[38] 杨玉莲, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 徐振锋, 刘洋, 康丽娜. 雪被去除对川西高山冷杉林冬季土壤水解酶活性的影响. 生态学报, 2012, 32(22): 7045-7052.

[39] 周礼恺, 张志明, 曹承绵. 土壤酶活性的总体在评价土壤肥力水平中的作用. 土壤学报, 1983, 20(4): 413-418.

[40] Karsten R J, Jovanovic M, Meilby H, Perales E, Reynel C. Regeneration in canopy gaps of tierra-firme forest in the Peruvian Amazon: Comparing reduced impact logging and natural, unmanaged forests. Forest Ecology and Management, 2013, 310: 663-671.

[41] 丁圣彦, 宋永昌. 常绿阔叶林植被动态研究进展. 生态学报, 2004, 24(8): 1765-1775.

[42] Kronzucker H J, Siddiqi M Y, Glass A D M. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. Nature, 1997, 385(6611): 59-61.

[43] Finzi A C, Canham C D, Van Breermen N. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. Ecological Applications, 1998, 8(2): 447-454.

[44] Ehrenfeld J G, Han X, Parsons W F J, Zhu W X. On the nature of environmental gradients: Temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey Pinelands. Journal of Ecology, 1997, 85(6): 785-798.

[45] 曾思齐, 甘静静, 肖化顺, 刘发林, 肖柏松, 彭其龙, 吴疆. 木荷次生林林木更新与土壤特征的相关性. 生态学报, 2014, 34(15): 4242-4250.